

# **Retinoskopische und Neurophysiologische Refraktion beim Frosch**

**Ernst Albrecht Moser**

**1973**



Digitized by the Internet Archive  
in 2026

[https://archive.org/details/IA41554606\\_0033](https://archive.org/details/IA41554606_0033)

RETINOSKOPISCHE UND NEUROPHYSIOLOGISCHE REFRAKTION

BEIM FROSCH

INAUGURALDISSERTATION

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Fakultät für Physik

der

Ludwig-Maximilians-Universität

zu München

vorgelegt

von

Ernst Albrecht Moser

aus

SÖCHTELN

Januar 1973

1. Berichterstatter: Prof. Dr. E. Hartmann

2. Berichterstatter: Prof. Dr. Dr. Dr.h.c. H. Schober

Tag der mündlichen Prüfung: 1. März 1973



Die vorliegende Arbeit wurde in der Zeit von Mai 1970 bis Mai 1972 in der Abteilung Neurophysiologie und Optik des Institutes für Arbeitsphysiologie der Technischen Universität München (Vorstand: Prof. Dr.med. W. Müller-Limmroth) durchgeführt.

Folgenden Personen schulde ich Dank:

Herrn Prof. Dr.rer.nat. E. Hartmann und Herrn Prof. Dr.phil. Dr.med. Dr.med.h.c. H. Schober für zahlreiche Anregungen und für hilfreiche Kritik.

Herrn Prof. Dr.med. W. Müller-Limmroth für die großzügige Förderung dieser Arbeit.

Den Kollegen am Institut für medizinische Optik sowie am Institut für Arbeitsphysiologie für wertvolle Diskussionen, besonders Herrn Dr.rer.nat. H. Krueger, der niemals müde wurde, mir mit Rat und Tat bei den Experimenten und ihrer Interpretation zur Seite zu stehen.

Der med.-techn. Assistentin, Fräulein Elisabeth Michels, für ihre Hilfe und ihre hohe Präparierkunst.

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft hat die Untersuchungen seit 1.1. 1971 im Rahmen des SFB 50 "Kybernetik" unterstützt.



## INHALTSVERZEICHNIS

|                                                              |       |    |
|--------------------------------------------------------------|-------|----|
| 1. Einführung und Problemstellung                            | Seite | 1  |
| 2. Retinoskopische Refraktion                                |       | 4  |
| 2.1. Einleitung                                              |       | 4  |
| 2.2. Methode                                                 |       | 5  |
| 2.2.1. Beschreibung der Apparatur                            |       | 5  |
| 2.2.2. Photographische Gesichtspunkte                        |       | 7  |
| 2.2.3. Photometrierung der Punktbilder                       |       | 8  |
| 2.2.4. Das Versuchstier                                      |       | 8  |
| 2.3. Ergebnisse und Diskussion                               |       | 9  |
| 2.3.1. Retinoskopischer Refraktions-<br>zustand              |       | 9  |
| 2.3.2. Die Modulationsübertragungs-<br>funktion des Frosches |       | 13 |
| 3. Neurophysiologische Refraktion                            |       | 16 |
| 3.1. Einleitung                                              |       | 16 |
| 3.2. Zur Anatomie des visuellen Systems<br>des Frosches      |       | 17 |
| 3.3. Zur Physiologie des visuellen Systems<br>des Frosches   |       | 23 |
| 3.4. Methode                                                 |       | 24 |
| 3.4.1. Die Apparatur                                         |       | 24 |
| 3.4.2. Präparation der Versuchstiere                         |       | 25 |
| 3.4.3. Ableittechnik                                         |       | 26 |
| 3.4.4. Meßverfahren                                          |       | 27 |
| 3.4.5. Die Auswertung                                        |       | 28 |
| 3.5. Ergebnisse                                              |       | 29 |
| 3.5.1. Registrierung aus dem super-<br>fiziellen Neuropil    |       | 29 |
| 3.5.2. Registrierung aus der tiefen<br>Zellschicht           |       | 32 |
| 3.6. Diskussion                                              |       | 37 |

|                                                                          |    |
|--------------------------------------------------------------------------|----|
| 4. Vergleich von retinoskopischer und<br>neurophysiologischer Refraktion | 41 |
| 5. Zusammenfassung                                                       | 44 |
| 6. Literatur                                                             | 45 |
| 7. Lebenslauf                                                            | 52 |

## 1. Einführung und Problemstellung

Für die Beschreibung des optischen Systems "Auge" ist die Kenntnis des Refraktionszustandes eine wesentliche Voraussetzung. Der Refraktionszustand gibt die optische Entfernung an, bei der ein betrachteter Gegenstand auf der als Bildfläche dienenden Netzhaut mit optimaler Schärfe abgebildet wird.

Es wurde viel darüber diskutiert, was das Auge zum Kriterium optimaler Schärfe nimmt. Durch die eigenartigen Krümmungsverhältnisse der Augenmedien entsteht eine von den üblichen Linsen abweichende Kaustik. Daraus ergeben sich in den verschiedenen Schnittebenen senkrecht zur optischen Achse unterschiedliche Zerstreuungsfiguren, auf die das Auge scharf einstellen könnte. Es könnte z.B. den Ort größter Leuchtdichte wählen, oder die engste Stelle des Bündels. Experimentelle Untersuchungen haben eindeutig bewiesen, daß die Stelle des schärfsten Sehens dort liegt, wo das Bündel seinen kleinsten Durchmesser hat (SCHÖBER, 1970).

Nun besitzt im Tierreich das Auge verschiedene Möglichkeiten, diesen Refraktionszustand an die jeweiligen Abstände der zu betrachtenden Objekte anzupassen. Diese Fähigkeit, die Akkommodation, reicht im einfachsten Fall vom Bestehen einer doppelten Retina, d.h. einer Fern- und einer Nahnetzhaut, wie z.B. bei der Kammuschel *Pecten* (MILNE und MILNE, 1959) bis zu einer Verschiebung des abbildenden Systems relativ zur Netzhaut, z.B. bei Fröschen oder einer Änderung der Krümmung des abbildenden Systems, wie es z.B. beim Menschen realisiert ist.

Um die verschiedenen Akkommodationsmechanismen untersuchen zu können, wurden schon früh Methoden entwickelt, den jeweiligen Refraktionszustand zu messen. Das gleiche Ziel hatte die Ophthalmologie, die sich bei der Korrektur eines fehlerhaften Auges nicht nur auf die Aussagen des Patienten verlassen, sondern den Refraktionszustand mit einem objektiven Verfahren messen wollte.

Die erste Art der objektiven Refraktionsbestimmung wurde durch die Erfindung des Augenspiegels (HELMHOLTZ, 1851) ermöglicht und findet heute noch in Form der sogenannten Skiaskopie (Schattenprobe) bei der augenärztlichen Untersuchung Verwendung (EMSLEY, 1963). Licht wird über einen Spiegel auf die Netzhaut des zu untersuchenden Auges gebracht, dort reflektiert und beobachtet. Eine Bewegung des Spiegels resultiert in einer Bewegung des reflektierten Lichtes, dessen Richtung unter sonst gleichen Bedingungen von dem Refraktionszustand des Auges abhängt. Die theoretischen Grundlagen dieses auf den ersten Blick einfachen Prinzips sind durchaus umstritten (WOLFF, 1917; SAUTTER, 1948; LITTMANN, 1948 und 1949).

Ebenso wie bei diesem retinoskopischen Verfahren wird bei den neueren Geräten zur Bestimmung der Refraktion, z.B. dem Augenrefraktometer nach HARTINGER oder RODENSTOCK, Licht an der Netzhaut reflektiert und einer anschließenden Beobachtung zugeführt (BEYER, 1962). Nun sind die Angaben dieser Verfahren nur in dem Fall für das Auge relevant, wenn die Ebene, an der Licht reflektiert wird, mit der Absorptionsebene, wo Licht physiologisch wirksam wird, zusammenfällt. Anderenfalls findet man eine Mißweisung, deren Größe unter anderem von der Bulbuslänge und von dem Abstand Absorptionsschicht - Reflexionsschicht abhängt (GLICKSTEIN und MILLODOT, 1970). Liegt dem hinteren Knotenpunkt des Auges die Reflexionsschicht näher als die Absorptionsschicht, so täuschen diese retinoskopischen Verfahren eine Hyperopie vor. Tatsächlich wurde, besonders bei kleinen Bulbi, eine scheinbare Hyperopie beobachtet. So fanden VAKKUR, BISHOP und KOZAK (1963) bei der Katze einen Wert von 0,5 D, KRUEGER und MOSER (1971) bei *Rana esculenta* 5,5 D und bei *Rana temporaria* 7 D, COOK und GLASSCOCK (1951) beim neugeborenen Menschen einen Wert von 1,5 D.

Beim erwachsenen Menschen lassen sich die retinoskopischen Ergebnisse mit den Werten vergleichen, die als optimale Korrektur empfunden werden und damit physiologisch relevant sind. Der Unterschied ist kleiner als 0,2 D (FRY, 1967)

und geht in der Genauigkeit beider Methoden unter (BENNETT und FRANCIS, 1962). Es stellt sich bei der Beurteilung der retinoskopischen Verfahren die Frage, wo und in welchem Bereich der Retina das Licht reflektiert bzw. absorbiert wird. Zahlreiche Autoren haben aus verschiedenen Gründen retinale Reflexion untersucht und sie in verschiedenen Schichten vermutet, z.B. WALLS (1942) und LE GRAND (1965) in der Chorioidea, WEALE (1966) in der Bruch'schen Membran und FRY (1967) in der Pigmentepithelschicht.

Mit den Problemen der Messungen im reflektierten Licht setzen sich auch RÖHLER, MILLER und ABERL (1969) auseinander. Sie kommen zu dem Resultat, daß linear polarisiertes Licht nach der Reflexion an der Retina teilweise polarisiert ist. Die polarisiert und depolarisiert reflektierten Komponenten kommen von verschiedenen Ebenen, wobei die polarisiert reflektierte Komponente in einem engen Zusammenhang mit dem physiologisch wirksam absorbierten Licht steht.

Von der Tatsache ausgehend, daß bei so verschiedenen Wirbeltieren wie Fledermaus und Elefant, deren Bulbuslängen im Verhältnis 1:17 stehen, trotzdem die Dicke der Netzhaut annähernd gleich ist (GLICKSTEIN und MILLODOT, 1970), wurde in der vorliegenden Arbeit bei einem Tier mit einer großen scheinbaren Hyperopie, dem Frosch (KRUEGER und MOSER, 1971), das Problem der örtlichen Differenz von Absorptions- und Reflexionsschicht untersucht. Mit einem retinoskopischen Verfahren ließ sich der Refraktionszustand messen. Der physiologische Refraktionszustand wurde mit der Methode der Mikroelektroden-Ableitung aus dem tectum opticum ermittelt. Die Größe einer eventuellen Differenz erlaubt im Zusammenhang mit den anatomischen Daten des Froschauges Aussagen über Ort und Abstand der beiden Ebenen.

## 2. Retinoskopische Refraktion

### 2.1. Einleitung

Spätestens, seit HELMHOLTZ (1903) seinen bekannten Ausspruch über die Tauglichkeit des Auges als optisches Instrument getan hat, ist allgemein bekannt, daß der dioptrische Apparat des Auges ein relativ schlechtes Bild der Umgebung auf der Retina entwirft. Nach der Abbildung ist das Bild eines idealen Punktes glockenförmig verzeichnet, der Kontrast eines Gitters hat abgenommen. Diese Veränderungen sind von zwei Faktoren abhängig, erstens von der Qualität der Optik und zweitens von der Fokussierung.

Es sei hier nur am Rande angedeutet, daß sich sowohl aus dem glockenförmigen Intensitätsverlauf eines Spalt- bzw. Punktbildes (FLAMANT, 1955; RÖHLER, 1962) als auch aus der Kontrastminderung eines Gitters (WÄSSLE, 1971) die Modulationsübertragungsfunktion des Auges zur vollständigen Beschreibung der Abbildungsqualität bestimmen läßt. Wenn die Modulationsübertragungsfunktion eines beliebigen Systems einmal bekannt ist, - es handelt sich hierbei um ein allgemeines optisches Verfahren - dann lassen sich die Intensitätsverteilungen beliebiger Vorlagen in der Bildebene mit Hilfe der inversen Fourier-Transformation (DUFFIEUX, 1946; MARKO, 1969) berechnen.

Diese Überlegungen setzen, allerdings nicht notwendigerweise, eine optimale Fokussierung voraus. Wird nun ein optisches System defokussiert, so findet eine noch stärkere Verzeichnung bzw. Kontrastminderung statt, was seinen Ausdruck in einer schlechteren Modulationsübertragungsfunktion findet. Andererseits kann bei einem System allein durch künstliche Defokussierung festgestellt

werden, ob das System optimal fokussiert ist. Dies ist bei der geringsten glockenförmigen Verzeichnung der Fall, die ein Punkt bei seiner Abbildung erfährt. Dieses Prinzip wurde bei den Messungen zur scheinbaren Hyperopie des Froschauges angewendet.

## 2.2. Methode

### 2.2.1. Beschreibung der Apparatur

Die Abbildung eines Punktes, das "Punktbild", wurde mit dem Versuchsaufbau der Abb. 1 untersucht. Das Testzeichen, eine Lochblende von 8,6 mm Sehwindelausdehnung, wurde über einen Kondensor durch eine Lichtquelle beleuchtet und über einen Strahlteiler auf die Retina abgebildet. Durch den Kondensor wurde die homogene Fläche der Lichtquelle auf die etwas kleinere Pupillenfläche des Auges projiziert. Dadurch steht nicht nur ein kleiner Teil, sondern die gesamte Pupillenfläche für die Abbildung zur Verfügung (MAXWELL - Strahlengang, WESTHEIMER, 1966). Das an der Retina reflektierte Licht entwarf ein Testzeichenbild auf dem photographischen Film. Die Dioptrik des Auges und der Meniskus, mit dem die Fokussierung und damit die optische Testzeichenlage geändert werden kann, bilden sowohl für das eintretende Licht als auch für das Reflexionslicht das photographische Objektiv. Aus diesem Grund wurde bei der Justierung genau darauf geachtet, daß die Filmebene von der Retina ebensoweit entfernt lag, wie das Testzeichen ( $20 \text{ cm} \hat{=} 5 \text{ D}$ ).

Der Meniskus war ca. 3 mm vor dem Froschauge fixiert. Der Fehler, der durch kleine Schwankungen ( $\pm 1 \text{ mm}$ ) des Abstandes der Hauptebene von Auge und Linse ein-

tritt, wurde zu weniger als 1% der Brechkraft des Meniskus errechnet und kann damit vernachlässigt werden.

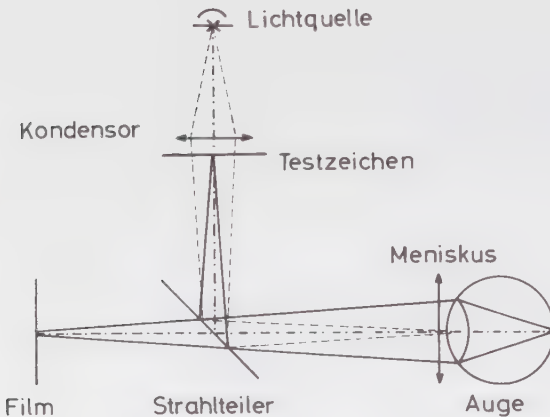


Abb. 1

Schematischer Aufbau der Versuchsanordnung zur retinoskopischen Refraktion. Das Testzeichen, eine Lochblende vom Durchmesser 8,6 Sehwinkelminuten, wird über einen Strahlteiler auf die Retina abgebildet. Das dort reflektierte Licht entwirft ein zweites Bild auf dem photographischen Film, der vom Auge genauso weit entfernt liegt wie das Testzeichen. Das abbildende System ist in beiden Fällen der dioptrische Apparat des Auges und der Meniskus mit dem die Testzeichenlage optisch variiert werden kann. Durch den Kondensor wird die homogene Fläche der Lichtquelle in die etwas kleinere Pupillenfläche abgebildet.

Die Abbildungsqualität des Froschauges ist sehr viel schlechter als die der verwendeten Menisken. Dies konnte gezeigt werden, indem das Auge durch einen Lambertschen Reflektor ersetzt wurde. Die nun gemessene glockenförmige Verzeichnung war wesentlich geringer, die Modulationsübertragungsfunktion der Apparatur ergab im interessierenden Ortsfrequenzbereich eine Abweichung von max. 6% vom idealen Wert 1 (KRUEGER und MOSER, 1972a). Somit können geringe Unterschiede in der Abbildungsqualität der einzelnen Menisken vernachlässigt werden.

### 2.2.2. Photographische Gesichtspunkte

Als Aufnahmematerial wurde der Film AGFA IFF 15/10 DIN gewählt, der sich durch eine hohe Gradation und gute Auflösung (180 Linien/mm) auszeichnet. Als günstigste Belichtungszeit ergab sich infolge des recht kleinen Testzeichens ( $\emptyset$  8,6mm) die Zeit von 120 sec. Das auf dem Film abgebildete glockenförmige Intensitätsprofil geht nach der Entwicklung in ein Schwärzungsprofil über, das durch die S-förmige Schwärzungskurve des Materials bestimmt ist. Der Verlauf der Schwärzungskurve wird von verschiedenen Faktoren beeinflusst, u.a. von der Belichtungszeit (Schwarzschild-Exponent) und von den Entwicklungsbedingungen (ANGERER, 1950). Deswegen wurde zu jeder Meßreihe, die jeweils auf einem einzigen Filmstreifen belichtet wurde, ein Graukeil mit linearem Intensitätsverlauf aufgenommen. Die Belichtungszeit betrug ebenfalls 120 sec.

Zusätzlich wurde noch eine weitere Lichtquelle angebracht, deren diffuses Licht gleichzeitig auf den Film einwirken konnte ( in Abb. 1 nicht eingezeichnet). Damit konnte bei der Belichtung die Schwelle der Schwärzungskurve überwunden und in ihrem linearen Teil gearbeitet werden.

### 2.2.3. Photometrierung der Punktbilder

Der Schwärzungsverlauf der Punktbilder wurde mit einem Schnellphotometer (CARL ZEISS, Jena) ausgemessen, ebenso wie die Schwärzungskurven auf jedem Filmstreifen. Dadurch war es möglich, die photographischen Grauwerte in tatsächliche Intensitätswerte umzueichen.

### 2.2.4. Das Versuchstier

Die Untersuchungen wurden an 20 Fröschen durchgeführt, und zwar an 10 *Ranae esculentae* und 10 *Ranae temporariae*. Diese Tiere wurden wegen ihrer relativ geringen Bulbuslänge und mit Rücksicht auf die anschließenden elektrophysiologischen Untersuchungen gewählt. Für solche Messungen werden sie u.a. wegen der relativ leichten Zugänglichkeit des tectum opticum häufig verwendet. Daher liegt eine große Menge von Meßdaten zum Vergleich vor.

Die Akkommodation des Frosches erfolgt nicht wie bei den Säugetieren durch eine Änderung der Linsenkrümmung, sondern die Linse wird ähnlich wie bei einer Kamera entlang der optischen Achse bewegt. Dies besorgt der glatte m. protractor lentis, dessen Kontraktion die Einstellung auf die Nähe bewirkt. Ist dieser Muskel entspannt, dann ist das Auge auf die Ferne eingestellt (SCHÖBER, 1970).

Zur Immobilisierung der Tiere diente Flaxedil<sup>R</sup>, das in den dorsalen Lymphsack injiziert wurde (Dosis: 1 mg Wirkstoff/100g Gewicht). Der im Flaxedil<sup>R</sup> enthaltene Wirkstoff, das Gallamin, lähmt wie das d-Tubocurarin die quergestreifte Muskulatur. Damit ist jedoch die Akkommodation, die durch den glatten m. protractor

lentis erfolgt, noch nicht ausgeschaltet. Indes konnte sowohl bei ausgiebigen Vorversuchen als auch später bei den eigentlichen Experimenten niemals ein Akkommodationspiel beobachtet werden. Außerdem ist beim Frosch, im Gegensatz zu einigen Fischen, die Linse auf die Ferne eingestellt, wenn die Akkommodationsmuskulatur entspannt ist. Deswegen kann man davon ausgehen, daß das Auge des mit Flaxedil<sup>R</sup> immobilisierten Tieres ständig auf den Fernpunkt akkommodiert ist.

Da Flaxedil<sup>R</sup> außerdem noch an den Ganglien des autonomen (vegetativen) Systems angreift, kann die beobachtete Pupillenerweiterung und Pupillenstarre, die gleichzeitig mit der Lähmung eintrat, erklärt werden. Die vermutlich infolge der Lähmung vor das Auge geschobene Nickhaut mußte vorsichtig mit einer Schere entfernt werden, ohne daß die Cornea verletzt werden durfte. Als Lokal-anästhetikum erhält das Tier einige Tropfen Chibro-Kerakain<sup>R</sup> ins Auge geträufelt, wodurch gleichzeitig ein Austrocknen der Hornhautoberfläche vermieden wird. Zur Verhinderung der Austrocknung der Körperoberfläche ist der Frosch in feuchtem Zellstoff gelagert. Das Tier wird so justiert, daß die optische Achse des Auges mit der der Apparatur zusammenfällt.

## 2.3. Ergebnisse und Diskussion

### 2.3.1. Retinoskopischer Refraktionszustand

In Abb. 2 ist die Intensitätsverteilung von Original und Bild längs eines Durchmessers bei *Rana temporaria* zu sehen. Das Punktbild ist glockenförmig verbreitert. Im vorliegenden Fall handelt es sich um eine relativ gute Abbildung bei optimaler Fokussierung (+7 D).

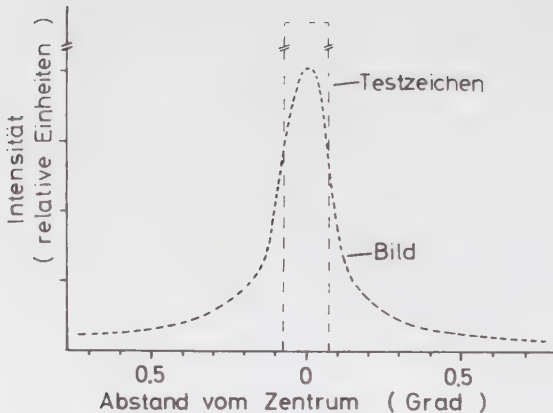


Abb. 2

Das Intensitätsprofil von Original (-----) und Punktbild (----) längs eines Durchmessers bei optimaler Fokussierung (+7 D). Durch die Abbildungsfehler des Froschauges (*Rana temporaria*) wird der ursprünglich rechteckige Verlauf glockenförmig verzeichnet. Die maximale Intensität des Bildes und seine Halbwertsbreite sind abhängig von den Abbildungseigenschaften und der Fokussierung.

Bei einer weniger guten Abbildung ist die Verbreiterung stärker und das zentrale Maximum kleiner. Dasselbe gilt, wenn von der optimalen Fokussierung abgewichen wird. Diesen Zusammenhang zeigt Abb. 3. Auf der Abszisse ist die optische Testzeichenlage in Dioptrien (D) angegeben. Darunter sei die Differenz zwischen

der Brechkraft des Korrekturmeniskus und dem reziproken Abstand Auge - Filmebene bzw. Auge - Testzeichen ( $20 \text{ cm} \hat{=} 5 \text{ D}$ ) verstanden. Auf der Ordinate ist die zentrale Bildintensität in relativen Einheiten eingezeichnet, wie sie aus den glockenförmigen Kurven nach Art von Abb. 2 mit Korrekturmenisken unterschiedlicher Brechkraft entnommen wurde. Bei diesem exemplarischen Froschauge ist die zentrale Bildintensität bei +7 D maximal. Bezüglich reflektierten Lichts ist also dieses Auge 7 D hyperop. Dieser im Hyperopen gelegene Ort des optimalen Testzeichenbildes, bezogen auf die Messung im reflektierten Licht, lag für *Rana esculenta* zwischen 3 D und 9 D (Mittelwert 5,5 D), für *Rana temporaria* zwischen 6 D und 8 D (Mittelwert 7 D).

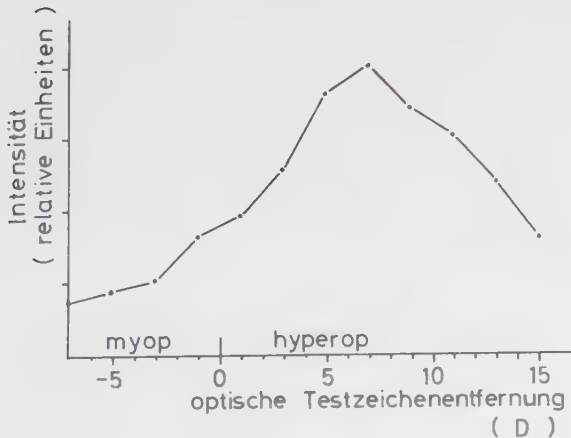


Abb. 3

Die maximale Bildintensität, d.i. der Gipfel der glockenförmigen Intensitätsverteilung aus Abb. 2, als Funktion der Testzeichenlage. Das Maximum dieser Kurve liegt bei +7 D und bedeutet eine Hyperopie des Froschauges bezüglich reflektierten Lichts.

Um dieses Ergebnis zu verifizieren und einen Einfluß des Medikamentes und der Entfernung der Nickhaut auszuschließen, wurden die Frösche einmal kurz vor der Injektion von Flaxedil<sup>R</sup> und das zweite Mal nach dem Wirkungseintritt mit einem handelsüblichen Refraktometer von RODENSTOCK untersucht. Der Abstand Hornhautscheitel - Refraktometer betrug 12 mm. Pro Auge erfolgten 10 Einstellungen, im ganzen wurden 18 mobile *Ranae temporariae* und 10 immobilisierte *Ranae temporariae* refraktioniert. Für die mobilen Tiere ergab sich ein Mittelwert von  $4,3 \text{ D} \pm 3 \text{ D}$ , für die immobilisierten ein Mittelwert von  $4,7 \text{ D} \pm 1,4 \text{ D}$ . Damit scheidet ein signifikanter Einfluß der Droge aus. Der größere Fehler für die mobilen Tiere liegt wahrscheinlich an eben dieser Beweglichkeit und an der intakten Akkommodation. Ebenso wenig ergab die Entfernung der Nickhaut eine Änderung des Refraktionszustandes.

Der systematische Unterschied zwischen den Werten, die bei *Rana temporaria* mit dem RODENSTOCK-Refraktometer gewonnen wurden ( $+4,7 \text{ D}$ ) und den retinoskopischen Werten ( $+7 \text{ D}$ ) liegt vermutlich an folgender Schwierigkeit: Der Beobachter versucht beim RODENSTOCK-Refraktometer die sogenannte RAUBITSCHKEK-Figur, die für Messungen am menschlichen Auge dimensioniert ist, auf der Froschnethaut scharf einzustellen. Da die einzelnen Punkte dieser Figur infolge der mangelhaften Abbildungseigenschaften des Froschauges sich nur schlecht auflösen lassen, kommt der Beobachter leicht in Versuchung auf andere Strukturen scharf einzustellen, vor allem auf die kleinen Blutgefäße, die in der inneren retikulären Schicht weiter cornealwärts liegen. Sie sind um einiges größer als die Punkte der RAUBITSCHKEK-Figur. Ein Scharfstellen auf die Blutgefäße verkleinert jedoch die Größe der scheinbaren Hyperopie.

### 2.3.2. Die Modulationsübertragungsfunktion des Froschauges

Wie in der Einleitung schon angedeutet wurde, läßt sich aus dem glockenförmigen Intensitätsprofil eines Punktbildes die Modulationsübertragungsfunktion bestimmen. Sie gibt die vollständige Beschreibung für die Abbildungsgüte eines optischen Systems. Es werden im folgenden die üblichen Voraussetzungen über Inkohärenz und Isoplanasie getroffen (RÖHLER, 1962).

Das Frequenzspektrum des Originals, einer Kreisscheibe der normierten Intensität 1 und vom Radius  $r_0$  sei  $G(f)$ , es ist durch die Gleichung

$$A) \quad G(f) = (r_0/f) \cdot J_1(r_0 \cdot f)$$

gegeben (MARKO, 1969).  $J_1$  ist die Bessel-Funktion erster Gattung der Ordnung 1.

Die Übertragungsfunktion der Apparatur sei  $A(f)$ . Sie wurde gemessen, indem das Froschauge durch einen Lambertschen Reflektor ersetzt wurde.  $B(f)$  sei das Frequenzspektrum des Punktbildes. Es hängt folgendermaßen mit dem photometrierten Intensitätsverlauf des rotations-symmetrischen Punktbildes  $b(r)$  zusammen:

$$B) \quad B(f) = 2\pi \int_0^{\infty} r \cdot b(r) \cdot J_0(2\pi \cdot r \cdot f) \cdot dr$$

$J_0$  ist die Bessel-Funktion erster Gattung der Ordnung 0. Infolge des Multiplikationssatzes der Übertragungstheorie ergibt sich folgender Zusammenhang zwischen dem Ortsfrequenzspektrum von Original und Bild:

$$C) \quad B(f) = G(f) \cdot A^2(f) \cdot M^2(f)$$

$M(f)$  ist die Modulationsübertragungsfunktion des Systems, in diesem Falle des Auges. Sie muß, ebenso wie die Übertragungsfunktion der Apparatur  $A(f)$ , in der Gleichung C

ins Quadrat gesetzt werden, da einerseits durch die gewählte Größe der Apertur das Licht sowohl beim Eintritt ins Auge als auch beim Austritt die gesamte Pupillenfläche benützt, andererseits Eintritts- und Austrittsstrahlengang identisch sind (s. Abb. 1). Unter Verwendung von Gleichung A und B ergibt sich für die Modulationsübertragungsfunktion:

$$D) \quad M(f) = \frac{\sqrt{2\pi \int_0^\infty r \cdot b(r) \cdot J_0(2\pi \cdot r \cdot f) \cdot dr}}{A(f) \cdot \sqrt{(r_0/f) \cdot J_1(r_0 \cdot f)}}$$

Die Berechnung der Modulationsübertragungsfunktion nach dieser Formel wurde an der Rechenmaschine TR 440 des Leibniz-Rechenzentrums der Bayerischen Akademie der Wissenschaften durchgeführt.\*

Abb. 4 zeigt die Modulationsübertragungsfunktion eines Froschauges (*Rana esculenta*, durchgezogene Linie) im Vergleich zu der des menschlichen Auges (RÖHLER et al., 1969, gestrichelte Linie). Die punktierte Kurve stellt die Übertragungsfunktion der Apparatur da, die bei den Berechnungen berücksichtigt wurde. Im interessierenden Ortsfrequenzbereich zwischen 0 und 0,12 Linien/min fällt sie um 6% ab. Nach diesen Berechnungen ist die Abbildungsqualität eines Froschauges im gesamten Ortsfrequenzbereich schlechter als die des Menschen. Beispielsweise hat der Kontrast eines Sinus-Gitters mit der Periodenlänge 10 min beim menschlichen Auge auf ca. 40% abgenommen, bei *Rana esculenta* jedoch fällt er auf 4% ab. Die schraffierte Fläche zeigt den Bereich, in dem die Modulationsübertragungsfunktionen aller 10 untersuchten Frösche lagen. Kurven, die oberhalb der eingezeichneten Modulationsübertragungsfunktion liegen, repräsentieren eine bessere Abbildungsqualität, solche, die unterhalb liegen, eine schlechtere.

---

\*Herrn Dipl.-Phys. Dr. H. KRUEGER sei herzlich für die Bearbeitung der Rechenprogramme gedankt.

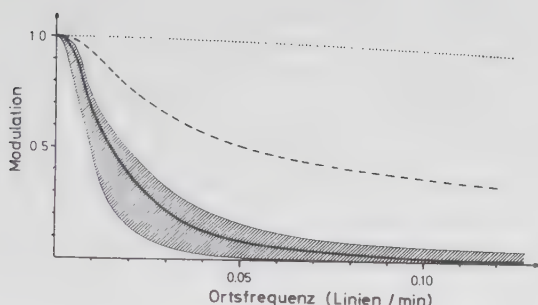


Abb. 4

Der Verlauf der Modulationsübertragungsfunktion eines Frosch-  
 auges (*Rana esculenta*, —) im Vergleich mit der erheblich  
 besseren Übertragungsfunktion des menschlichen Auges (----,  
 RÖHLER et al., 1969). Im schraffierten Bereich liegen die  
 Modulationsübertragungsfunktionen aller untersuchten Tiere.  
 Die Übertragungsfunktion der Apparatur (····) wurde berück-  
 sichtigt.

Die retinoskopischen Untersuchungen über den Refraktionszu-  
 stand des Froschauges (2.3.1.) haben gezeigt, daß das Auge  
 dieses Tieres +7 D hyperop ist. Es stellt sich die Frage, ob  
 die im reflektierten Licht gemessene Hyperopie physiologisch  
 echt ist, ob also der Frosch auch hyperop sieht. Daß dies  
 recht unwahrscheinlich ist, darauf deutet die doch erstaun-  
 liche Sehleistung des Frosches hin, wonach er beim Beute-  
 fang zwischen Muskiden und Wespen unterscheiden kann. Dies  
 wurde in verhaltensphysiologischen Experimenten von  
 SCHNEIDER (1954) nachgewiesen. BIRUKOW (1937) konnte zeigen,  
 daß ein Streifenmuster, dessen Ortsfrequenz in der Größen-  
 ordnung der Rezeptoren lag (6-7 Winkelminuten) bei *Rana*  
*temporaria* einen Nystagmus auslöst.

### 3. Neurophysiologische Refraktion

#### 3.1. Einleitung

Die Netzhaut besteht aus drei anatomisch und funktionell klar getrennten, hintereinander geschalteten Schichten nervöser Elemente: den Rezeptoren, den Bipolarzellen und den Ganglienzellen. Die auf die Rezeptorschicht einfallenden Photonen werden zum Teil durch die Sehfärbstoffe (Rhodopsin und Iodopsin) in den Rezeptoren absorbiert. Die Absorption löst mit einer Quantenausbeute von 0,5 den photochemischen Primärprozess (Zerfall der Sehfärbstoffmoleküle) aus (DARTNALL, 1957). Der photochemische Primärprozess führt über einen noch nicht sicher bekannten Zwischenprozess zu einer elektrischen Erregung der Membran des Rezeptorinnengliedes, dem Rezeptor- oder Generatorpotential. Dieses Gleichstrompotential wird weitergeleitet auf die Bipolarzellen und von dort auf die Ganglienzellen. Hier ist das Gleichstrompotential in ein frequenzcodiertes Muster umgewandelt. Auf den Neuriten, die die Ganglienzellen in den Sehnerven zu den zentralen Repräsentationsstellen des Sehens im Gehirn entsenden, laufen Salven von sogenannten Aktionspotentialen, deren Frequenz in einem gewissen Bereich proportional zum Logarithmus der Reizintensität ist (GRANIT, 1955).

Die Fortschritte, besonders auf dem Gebiet der Elektronik haben die Möglichkeit geschaffen, diese Aktionspotentiale abzuleiten, zu verstärken und dann mit Hilfe eines Rechners auszuwerten. Diese rechnerische Auswertung erwies sich als hilfreich, da die Integration über den Ort, wie sie in der Natur durch die große Anzahl parallel laufender Eingangskanäle realisiert ist, im Experiment durch eine Integration über die Zeit simuliert werden muß. In beiden Fällen soll das Signal-Rausch-Verhältnis verbessert werden. Infolge der großen präparativen Schwierigkeiten ist es unmöglich, von zwei oder mehr benachbarten Eingangskanälen auf der gleichen Ebene zu registrieren und deren Antworten zu korrelieren. Statt dessen wird eine Reizsituation mehrmals wiederholt. Die gemittelte Antwort läßt dann statistisch gesicherte

Aussagen über den Zusammenhang zwischen physikalischer Eingangsgröße und physiologischer Ausgangsgröße zu. Dieses in der experimentellen Neurophysiologie allgemein bewährte Verfahren ließ sich für das vorliegende Problem zu einer Refraktionsmethode entwickeln. Mißt man die neuronale Aktivität einer Ganglienzelle, d.h. die Anzahl der Aktionspotentiale pro Zeiteinheit, so kann man erwarten, daß sich die Aktivität ändert, wenn durch Defokussieren Form und Intensität der physikalischen Eingangsgröße, des Punktbildes, variiert werden. Mit diesem Verfahren soll überprüft werden, ob die mit der retinoskopischen Methode gefundene Hyperopie auch am "Ausgang" des Auges noch festgestellt werden kann.

### 3.2. Zur Anatomie des visuellen Systems des Frosches

Ebenso wie die Retina der Säuger besteht auch die Frosch-netzhaut aus einem hintereinandergeschalteten Dreineuronensystem: aus den Rezeptoren, den Bipolarzellen und aus den Ganglienzellen (Abb. 5b). Ihre Zahl steht beim Frosch im Verhältnis 2:7:1 (MATURANA, LETTVIN, McCULLOCH und PITTS, 1960; KEMALI und BRAITENBERG, 1969). Die Rezeptoren, die lichtempfindlichen Elemente, unterteilen sich beim Frosch in Stäbchen und Zapfen, der Frosch sieht also Farben. Die Bipolarzellen und die Ganglienzellen stellen wichtige Schaltstellen dar, die untereinander durch sogenannte Synapsen verbunden sind. Diese beiden Zelltypen spielen eine entscheidende Rolle bei der Regelung der Unterschiedsempfindlichkeit, der Sehschärfe und des physiologischen Kontrastes. Während bei der Retina der Säugetiere zwischen den Rezeptoren und den Bipolarzellen eine Konvergenz beobachtet wird, (CREUTZFELD und SAKMANN, 1969), findet man beim Frosch zwischen diesen beiden Schichten eine Divergenz. Unter Konvergenz versteht man, daß z.B. zwei oder mehr Rezeptoren mit einer Bipolarzelle synaptisch verknüpft sind, bei einer Divergenz spalten sich die Ausgänge der Rezeptoren, wie in Abb. 5a erkennbar, auf zwei oder mehr Bipolarzellen auf.

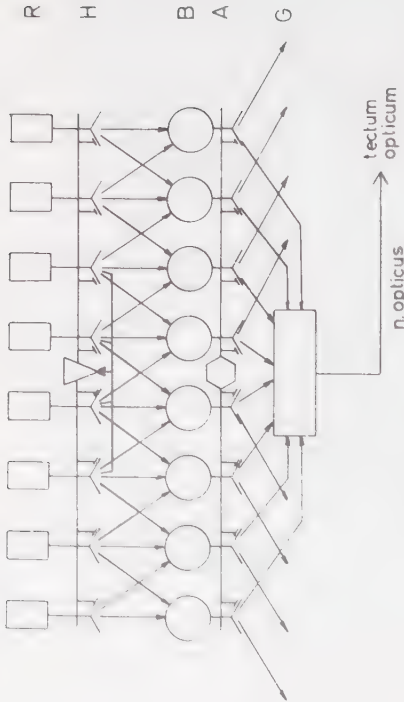


Abb. 5a Schematisches Modell der Froschnetzhaut

Die in den Rezeptoren (R) durch Lichtenergie hervorgerufene Erregung durchläuft über Synapsen in den Bipolarzellen (B) und den Ganglienzellen (G) verschiedene Schaltstellen, ehe sie im n. opticus zum visuellen Repräsentationszentrum des Froschgehirns, dem tectum opticum, weitergeleitet wird. Auffallend ist die Divergenz zwischen der Rezeptor- und der Bipolarschicht, während mehrere Bipolarzellen auf nur eine Ganglienzelle konvergieren. Über die Horizontalzellen (H) und die Amakrin-Zellen (A) laufen Querverbindungen erregender Art (durch Pfeile symbolisiert) und hemmender Art (durch Querstriche an den Synapsen gekennzeichnet). Diese Querverbindungen bilden die anatomische Grundlage für die "laterale Inhibition" und verursachen verschiedene physiologisch-optische Effekte, z.B. eine Kontrastverstärkung.

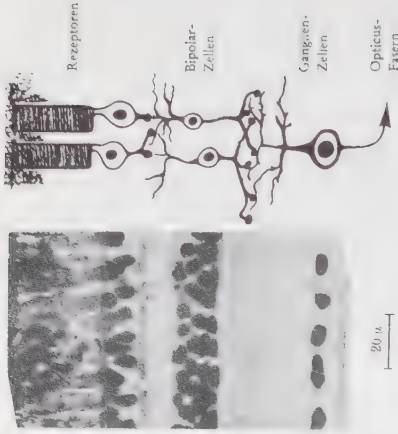


Abb. 5b Histologischer Schnitt durch die Froschretina mit einem Schema der zentripetal leitenden Netzhautelemente analog zur Abb. 5a.

Die Zellkerne der Rezeptoren, der Bipolarzellen und der Ganglienzellen sind im histologischen Präparat schwarz, die Verbindungen zwischen den einzelnen Zellen, die Neuriten und Dendriten, sind als hellgraue Geflechte sichtbar. Die Querverbindungen über die Horizontalzellen und die Amakrin-Zellen sind in diesem Präparat nicht zu erkennen. Das Schema soll die zentripetalen Verknüpfungen zeigen, wobei die Zahl der synaptischen Kontakte im Vergleich zur Wirklichkeit stark reduziert ist.

Histologisches Präparat von A. THIELE (Berlin)

Dieser anatomische Unterschied der Froschnetzhaut zu der Retina der Säuger läßt auch funktionelle Besonderheiten, z.B. die Bewegungsspezifität (S. 23), vermuten.

Zwei Schichten von horizontalen Elementen (Horizontalzellen und Amakrin-Zellen) stellen Querverbindungen zwischen den parallel laufenden Eingangskanälen her. Diese Querverbindungen können erregender und hemmender Natur sein. Das in Abb. 5a dargestellte Beispiel einer Querverbindung durch Horizontalzellen zeigt Erregung und Hemmung. Erregende Kontakte sind durch Pfeile, hemmende durch Querstriche an den Synapsen symbolisiert. Hemmung heißt, daß eine Erregung der Horizontalzellen die Erregung benachbarter Bipolarzellen reduziert. Dieser Mechanismus bildet die neurophysiologische Grundlage für eine Kontrastverschärfung. Sie tritt besonders deutlich in Form der MACHschen Bänder auf. Wenn nämlich zwei verschieden helle Graufelder aneinander grenzen, dann entsteht der Eindruck, als ob die beiden Felder durch eine dunkle Grenzlinie voneinander getrennt sind. Die Kontrastverstärkung macht es möglich, daß aus dem relativ schlechten Bild, das der dioptrische Apparat des Auges auf der Retina entwirft, eine scharfe Abbildung entsteht. So wird durch das neuronale Netzwerk jener Fehler teilweise kompensiert, den HELMHOLTZ (1903) dem Auge als physikalisch-optischem Instrument angelastet hat.

Das rezeptive Feld einer retinalen Ganglienzelle ist durch die Größe ihres Dendritenbaumes gegeben. Im Beispiel der Abb. 5a haben die einlaufenden Fasern einer einzigen Ganglienzelle, die Dendriten, synaptischen Kontakt mit acht Bipolarzellen. In der Froschretina erfassen die Dendritenbäume der einzelnen Ganglienzellen eine Fläche von minimal 50  $\mu\text{m}$  bis maximal 600  $\mu\text{m}$ , was einer Größe des rezeptiven Feldes von  $1^\circ$  bis  $15^\circ$  bedeutet. Im allgemeinen überlappen sich die Dendritenbäume benachbarter Ganglienzellen.

Die auslaufenden Fasern der Ganglienzellen, die Neuriten, verlassen das Auge im n. opticus in Form von fast ausschließlich unmyelinisierten Fasern ( $\emptyset$  0,15 - 0,6  $\mu$ m). Der Querschnitt des n. opticus weist keine topographischen Beziehungen zum Gesichtsfeld auf, d.h. die Erregungen von zwei benachbarten Retinabezirken laufen in der Regel durch Fasern, die im n. opticus nicht benachbart sind.

Nach der fast vollständigen Kreuzung im Chiasma erreichen die Opticusfasern, über das Diencephalon hinwegziehend, das tectum opticum, den für die visuelle Informationsverarbeitung verantwortlichen Teil des Mesencephalons. Da zwischen der Ganglienzellschicht und dem superfiziellen Neuropil die visuellen Informationen, ohne über Synapsen zu laufen, weitergeleitet werden, ist es möglich, statt aus den retinalen Ganglienzellen aus dem tectum opticum zu registrieren. Denn die retinalen Neurone sind nur unter großen Schwierigkeiten für eine elektrophysiologische Ableitung erreichbar. Aufgrund der geschilderten anatomischen Befunde ist es üblich, bei neurophysiologischen Untersuchungen am visuellen System des Frosches vom tectum opticum abzuleiten.

Auf der Oberfläche des tectum opticum findet man im Gegensatz zum n. opticus eine Punkt zu Punkt Zuordnung zur Retina und damit zum Gesichtsfeld (retino-tectale Projektion). Das tectum opticum teilt sich ein in einen tiefen, ca. 220  $\mu$ m unter der Oberfläche gelegenen zellreichen Teil und einen oberflächlichen, den superfiziellen Neuropil. Hier findet sich, wie schon erwähnt, die erste Synapse nach der Ganglienzellschicht, in der die Enden der Ganglienzellneuriten mit den Dendriten der Zellen aus der tiefen Schicht verknüpft sind. Die Grenze zwischen den beiden tectum-Teilen bildet das sogenannte stratum album centrale (MATURANA et al., 1960). Wegen der erwähnten retino-tectalen Projektion und den nicht allzu großen präparativen

Schwierigkeiten wurde bei den folgenden Untersuchungen, wie allgemein üblich, aus dem tectum opticum registriert, und zwar sowohl aus dem superfiziellen Neuropil als auch aus dem tiefen Teil des tectum.

Abb. 6 zeigt das Zentralnervensystem des Frosches (*Rana esculenta*) von oben (links), von der rechten Seite (Mitte) und von unten (rechts) (KEMALI und BRAITENBERG, 1969). In der Aufsicht sind die beiden Hälften des tectum opticum zu erkennen. Am weitesten cranial liegt das Telencephalon, in das die beiden nn. olfactorii münden. An der Unterseite sind die beiden nn. optici sichtbar.

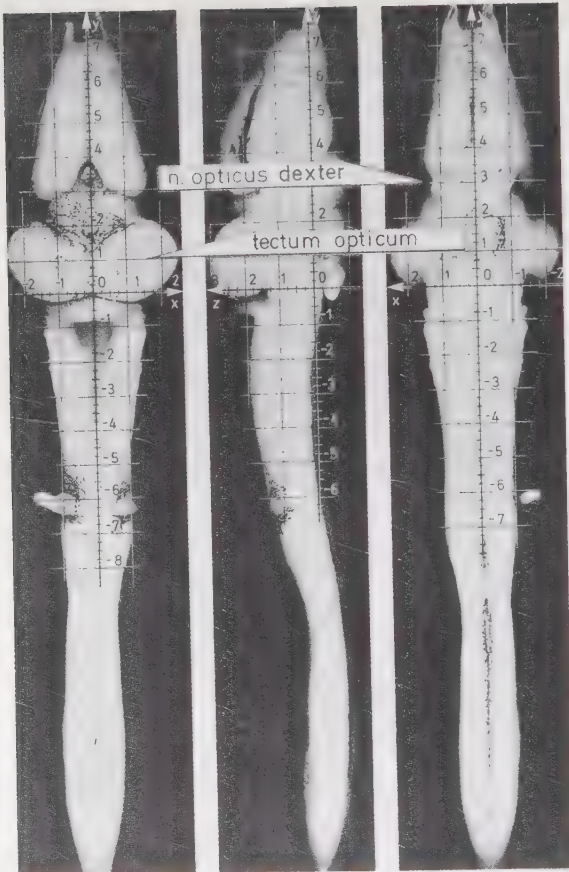


Abb. 6

Das Zentralnervensystem des Frosches (*Rana esculenta*) von oben (li), von der rechten Seite (Mitte) und von unten (re). In der Aufsicht sind die beiden Hälften des tectum opticum zu erkennen. Dort wurden die Mikroelektroden eingestochen. Auf der Unterseite sind die beiden Enden des n. opticus sichtbar, die nach einer fast vollständigen Kreuzung im Chiasma in das tectum opticum ziehen. (Aufnahme von KEMALI und BRAITENBERG, 1969).

### 3.3. Zur Physiologie des visuellen Systems des Frosches

Umfangreiche Untersuchungen (JACOBSON, 1962; MATURANA et al., 1960; GRÖSSER und FINKELSTEIN, 1966; GRÖSSER und GRÖSSER-CORNEHLS, 1968; PICKERING und VARJU, 1969; KEATING und GAZE, 1970) haben im superfiziellen Neuropil eine Ordnung gefunden, d.h. die Endigungen von vier funktionell unterscheidbaren Ganglienzellklassen liegen in verschiedenen Schichten des superfiziellen Neuropils. Bereits in der Retina des Frosches finden sich unter den Ganglienzellen "Spezialisten", die gewisse optische Muster bevorzugt weiterleiten. Die Retina phylogenetisch jüngerer Tiere scheint diese Fähigkeiten an höhere Zentren, z.B. den Cortex abgeben zu haben (HUBEL, 1963; HUBEL und WIESEL, 1965). Beim Frosch reagieren die sogenannten Klasse-2-Neurone (GRÖSSER) oder convex-edge-detectors (MATURANA) auf bewegte, konvexe Kanten, während gerade Kanten, durch das rezeptive Feld geführt, keine Reaktion hervorrufen. Auf der Basis ihrer speziellen Fähigkeiten und der Größe ihrer rezeptiven Felder lassen sich die Ganglienzellen klassifizieren.

Generell scheint die Froschnetzhaut besonders auf Bewegungswahrnehmung spezialisiert zu sein, denn der größte Teil der Ganglienzellen antwortet bevorzugt auf bewegte Lichtreize. Dieser Befund deckt sich mit verhaltensphysiologischen Beobachtungen, nach denen ein hungriger Frosch, der inmitten frisch getöteter Mehlwürmer sitzt, verhungert, da diese sich nicht bewegen und deswegen nicht das Beutefangverhalten bahnen können (GRÖSSER und GRÖSSER-CORNEHLS, 1968). Nach Beobachtungen von SCHIPPERHEYN (1965) schiebt der Frosch durch seine atembedingten Augen- und Kopfbewegungen das Bild der Umgebung auf der Retina hin und her. Trotzdem scheint der Frosch viel weniger visuelle Signale

wahrzunehmen, als wir in seiner Umgebung sehen. Für ihn sind primär die Informationen wichtig, die seine Überlebenschancen erhöhen.

### 3.4. Methode

#### 3.4.1. Die Apparatur

Das Testzeichen, eine weiße Kreisscheibe auf dunklem Grund (Durchmesser 2 Sehwinkelgrad), wurde mit einem speziell zu diesem Zweck gebauten Reizstimulator (MOSER, 1971) auf eine diffus streuende Mattglasscheibe projiziert. Der Abstand zwischen Froschauge und Schirm betrug 33 cm (=3 D). Das quadratische Testfeld hatte horizontal und vertikal eine Sehwinkelenausdehnung von je  $80^{\circ}$ . Wegen der Spezialisierung der Froschnetzhaut auf "Bewegungswahrnehmung" (GRÖSSER und FINKELSTEIN, 1966) wurde das Testzeichen horizontal durch das rezeptive Feld geführt. Dazu wurde der Abbildungsstrahlengang über einen Drehspiegel geleitet, der auf der Achse eines Schreibgalvanometers montiert war. Die Bewegungsgeschwindigkeit des Testzeichens auf dem Schirm betrug relativ zum Froschauge  $19^{\circ}/\text{sec}$ , sowohl von temporal nach nasal als auch in umgekehrter Richtung. Da eine Vergrößerung der Geschwindigkeit die Aktivität der Ganglienzellen steigert, sollte eine möglichst hohe Geschwindigkeit gewählt werden. Andererseits ist eine obere Grenze durch den Wert gegeben, bis zu dem der von GRÖSSER und GRÖSSER-CORNEHLS (1968) untersuchte funktionelle Zusammenhang zwischen Aktivität und Testzeichengeschwindigkeit Gültigkeit hat. Zwischen jedem Durchgang durch das rezeptive Feld lag eine Pause von 5 sec, die sich für die Kompensation der neuronalen Adaptation als ausreichend erwies.

Die Leuchtdichte des Testzeichens betrug  $21 \text{ cd/m}^2$ , die der Umgebung  $0,021 \text{ cd/m}^2$ , daraus resultiert ein Kontrast von ca. 1:1000.

Der Refraktionszustand des immobilisierten Frosches wurde, wie im 1. Teil der Arbeit, durch Menisken variiert, die im Abstand von ca. 3 mm vor dem Auge fixiert waren. Die Brechkraft dieser Menisken ging von -10 D bis +20 D in Schritten von 1 D. Auf eine gute Zentrierung der Menisken relativ zur Lage des rezeptiven Feldes wurde großer Wert gelegt. Bei fehlerhafter Zentrierung hätte die Defokussierung eine Verschiebung des rezeptiven Feldes zur Folge gehabt. Die Exaktheit wurde getestet, indem das Testzeichen wenig oberhalb und unterhalb durch das Feldzentrum geführt wurde und sich die maximale Antwort in der Mitte ergab. Die Genauigkeit der Justierung betrug  $\pm 0,8^\circ$ . Innerhalb einer Meßreihe wurden die Menisken in statistischer Reihenfolge dargeboten.

#### 3.4.2. Präparation der Versuchstiere

Die Vorbereitung und Präparation der Versuchstiere (*Rana temporaria*) erfolgte nach den in der Literatur beschriebenen Methoden (MATURANA et al., 1960; PICKERING und VARJU, 1969; HENN und GRÖSSER, 1969). Die Immobilisierung geschah in derselben Weise wie bei der retinoskopischen Refraktion. Um das tectum opticum freizulegen, mußte das Schädeldach mit Hilfe eines Bohrers geöffnet werden. Dann wurde die Dura zusammen mit dem darüberliegenden Knochen abgehoben, wobei keines von den das tectum versorgenden Blutgefäßen verletzt werden durfte. Das Gehirn wurde mit Paraffinöl überschichtet, dadurch wurde ein Austrocknen verhindert. Das in feuchten Zellstoff gebettete Tier wurde so plziert, daß das kontralaterale Auge auf den Testschirm blickte. Die Durchblutung der Hirngefäße wurde durch ein stereoskopisches Operations-

mikroskop beobachtet und ließ gute Rückschlüsse auf Konstitutionsänderungen des Tieres im Verlauf des Experimentes zu (GRÖSSER, persönliche Mitteilung). Ebenso konnte so die Position der Ableitelektroden kontrolliert werden. Die Nickhaut war wie im ersten Teil der Experimente entfernt.

#### 3.4.3. Ableittechnik

Als Ableitelektroden dienten selbstgezogene Glas-kapillaren. Sie hatten einen Spitzendurchmesser von 2-6  $\mu\text{m}$  und waren mit einer Indium-Blei-Legierung gefüllt, die ähnlich dem Woodschen Metall bei ca. 70° C schmilzt. Zur Verringerung des Widerstandes wurden die Spitzen mit Hexachlorgoldsäure elektrolytisch vergoldet (GESTELAND et al., 1959). Die Brauchbarkeit einer Elektrode wurde jeweils kurz vor dem aktuellen Experiment anhand des Rausch-Pegels beurteilt. Die Aktionspotentiale gelangten über einen Feldeffekt-Transistor als Impedanzwandler zu einem 2A61-Einschub-Verstärker und wurden auf einem Tektronix 565 Oszillographen sichtbar. Zur akustischen Kontrolle waren sie über einen Lautsprecher zu hören. Gleichzeitig mit den Aktionspotentialen konnten die Triggersignale eines Funktionsgenerators beobachtet werden, die eine Bewegung des Testzeichens auslösten. Ein FM-Magnetband hielt alle Signale für eine anschließende Rech-nerauswertung fest.

Da es bei der Dicke der verwendeten Elektroden nicht möglich war, intracellulär abzuleiten, mußten die bei der extracellulären Ableitung störenden Aktionspotentiale benachbarter Axone durch einen Schmitt-Trigger ausgefiltert werden. Es blieben nur die in ihrer Höhe gleichen Aktionspotentiale derjenigen Faser übrig,

die der Elektrodenspitze am nächsten lag. Wegen der hochhohmigen Registrierung erwies es sich als unumgänglich, das Tier in einem Faraday-Käfig zu lagern. Dadurch konnten elektrische Störfelder stark gedämpft werden.

Die Elektrode war an einem hydraulischen Feintrieb befestigt. Durch ihn konnte die Elektrodenspitze erschütterungsfrei von außerhalb des Faraday-Käfigs definiert um 10  $\mu$ m vorgeschoben werden. Als indifferentere Elektrode diente ein Goldplättchen, das unter dem Bauch des Frosches plaziert war.

#### 3.4.4. Meßverfahren

Nachdem der Frosch einjustiert und ca. 15 min an die Beleuchtungsverhältnisse adaptiert war, erfolgte die erste Messung zunächst mit einem Referenzmeniskus. In der Regel wurde der +3 D-Meniskus gewählt, weil dies die optimale Korrektur auf die Testzeichenentfernung von 33 cm war. Denn das Auge des immobilisierten Tieres war auf den Fernpunkt eingestellt. Bei einer Versuchsserie wurde der 0 D-Meniskus als Standard gewählt. Während der Messung bewegte sich das Testzeichen mit der Winkelgeschwindigkeit von  $19^{\circ}/\text{sec}$  von temporal nach nasal, verweilte am nasalen Rand der Mattglasscheibe 6 sec lang und kehrte anschließend zum temporalen Rand zurück; dieser Vorgang wiederholte sich neunmal.

Danach wurde in einer Pause von 60 sec der Meniskus gewechselt und unter sonst völlig gleichen Bedingungen wiederum die Aktivität gemessen. Anschließend erfolgte

eine zweite Kontrollmessung. Jede eigentliche Messung war somit von 2 Kontrollmessungen "eingerahmt". Dadurch konnten neuronale Veränderungen im Verlauf der Experimente entdeckt und berücksichtigt werden und die Aktivitäten bei den verschiedenen Refraktionszuständen ließen sich auf die Aktivität der Kontrollmessungen beziehen.

### 3.4.5. Die Auswertung

Die Auswertung der Daten besorgte ein festverdrahteter Laborrechner (Data Retrieval Computer, NUCLEAR CHICAGO). Er zählte die Aktionspotentiale während eines Durchgangs des Testzeichens und mittelte diese Reaktion über 10 Durchläufe. Je nachdem, ob die Bewegungsrichtung temporal-nasal oder die entgegengesetzte analysiert werden sollte, wurde der Rechner mit der positiven oder negativen Flanke des Triggersignals gestartet. Das Ergebnis läßt sich auf dem Leuchtschirm in Form eines Diagramms darstellen: Die Abszisse bedeutet die Zeit nach dem Start des Testzeichens oder, wegen der konstanten Winkelgeschwindigkeit, auch den jeweiligen Abstand des Testzeichens vom Rand der Mattglasscheibe. Auf der Ordinate ist die gemittelte Anzahl von Aktionspotentialen angegeben, die die Ganglienzelle innerhalb einer bestimmten Integrationszeit abgab. Diese Darstellung ist unter dem Namen PSTH (Post Stimulus Time Histogram) oder kurz Histogramm bekannt (KEIDEL, 1970) und zeigt das gemittelte Reaktionsverhalten einer Zelle während eines Lichtreizes.

Als Maß der Zellaktivität läßt sich einmal das Maximum des Histogrammes ansehen. Es gibt die gemittelte maximale Anzahl von Aktionspotentialen an, die innerhalb

der gewählten Integrationszeit gezählt wurden. Ein anderes Maß ist die Fläche unter der Kurve als integrales Maß für die gemittelte totale Anzahl von Aktionspotentialen pro Durchgang des Testzeichens. Als Integrationszeit wurde 40 msec gewählt. Diese Zeit garantierte unter den gegebenen Voraussetzungen, u.a. wegen der gewählten Testzeichengeschwindigkeit, eine möglichst gute zeitliche Auflösung der Zellaktivitäten.

### 3.5. Ergebnisse

#### 3.5.1. Registrierung aus dem superfiziellen Neuropil

Die jeweils ersten Ableitungen dienten zur Identifizierung der Ganglienzell-Klasse. Nachdem die Elektroden-  
spitze in einer Tiefe von ca. 100  $\mu$ m unterhalb der Pia positioniert war, kamen nur Ganglienzellen infrage, deren Axone im superfiziellen Neuropil enden. Da es nicht möglich ist, allein aus der Schichttiefe eindeutig auf den Zelltyp zu schließen, erfolgte die Identifizierung anhand der von MATURANA et al. (1960) und von GRÜSSER und GRÜSSER-CORNEHLS (1968) angegebenen Kriterien sowie aus der Größe des rezeptiven Feldes. Abb. 7 zeigt 5 Histogramme, die entsprechend der Auswertung durch den Laborrechner nachgezeichnet wurden. Die 5 Histogramme stammen aus einer einzigen Meßreihe, während der nur der Refraktionszustand geändert wurde. Die angegebenen Beispiele gelten für maximale myope bzw. hyperope Anordnung, also -10 D und +20 D. Als Referenzrefraktion, mit dem die Messungen eingeschlossen waren, wurde +3 D gewählt, wodurch das Testzeichen in den richtigen optischen Abstand gebracht wurde.

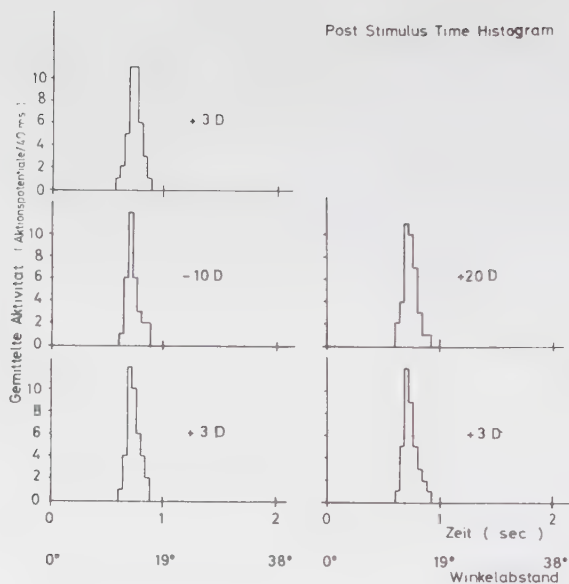


Abb. 7

Registrierbeispiele von Neuriten retinaler Ganglienzellen der Klasse 2 im superfiziellen Neuropil von *Rana temporaria*. Die Abszissen der Histogramme geben die Zeit seit dem Start des Testzeichens vom temporalen Schirmrand und wegen der konstanten Geschwindigkeit des Testzeichens gleichzeitig den Abstand auf dem Gesichtsfeld. Auf den Ordinaten ist die über 10 Durchläufe gemittelte Zahl von Aktionspotentialen innerhalb einer konstanten Integrationszeit von 40 msec aufgetragen. Der Refraktionszustand, der mit Hilfe von Menisken zwischen -10 D und +20 D variiert wurde, hat keinen erkennbaren Einfluß auf die Maximalaktivität (Gipfel der Histogramme) und auf die Totalaktivität (Fläche unter den Histogrammen). Jede Messung wird von zwei Kontrollmessungen mit einem Referenzmeniskus, meist +3 D, eingeschlossen.

Auf der Abszisse ist einmal die Zeit seit dem Start vom temporalen Schirmrand angegeben, weiterhin wegen der konstanten Winkelgeschwindigkeit von  $19^\circ/\text{sec}$  noch der Winkelabstand vom Rand. Auf der Ordinate ist die Anzahl der Aktionspotentiale aufgetragen, die innerhalb einer Integrationszeit von 40 msec gezählt wurde. Die Aktionspotentiale setzen ein, sobald das Testzeichen das rezeptive Feld erreicht und nehmen dann stark zu. Sobald der Reiz das Feld verlassen hat, werden keine Aktionspotentiale mehr gezählt.

Aus der Zeichnung ergibt sich ein Felddurchmesser von  $5^\circ \pm 1^\circ$  in allen fünf Registrierungen. Nach MATURANA et al. (1960) haben die Klasse-2-Neurone einen Felddurchmesser von  $2^\circ - 5^\circ$ , nach GRÖSSER und GRÖSSER-CORNEHLS (1968) beträgt er zwischen  $3^\circ$  und  $4^\circ$ . Da streng darauf geachtet wurde, nur von solchen Ganglienzellen abzuleiten, die nicht auf Kontraständerung ansprachen - eine Eigenschaft der Klasse-3-Neurone (GRÖSSER) oder "Changing contrast detectors" (MATURANA) mit einem Felddurchmesser von  $7^\circ - 10^\circ$  -, stammen die in Abb. 7 dargestellten Histogramme von Klasse-2-Neuronen. Denn Klasse-1-Neurone und Klasse-4-Neurone konnten schon allein auf Grund ihres Felddurchmessers,  $1^\circ - 3^\circ$  bzw.  $10^\circ - 15^\circ$ , ausgeschlossen werden.

Bei den 5 Histogrammen liegt das Maximum der Kurven innerhalb der Meßgenauigkeit von  $\pm 0,8^\circ$  immer an derselben Stelle, was ein Kriterium für die Güte der Justierung ist, denn durch eine fehlerhafte Zentrierung von Menisken und Auge hätte sich bei Defokussierung das Feldzentrum verschieben müssen.

Beim Vergleich der fünf Histogramme in Abb. 7 fällt auf, daß trotz der starken Defokussierung keine nennenswerte Aktivitätsabnahme eintritt, was eigentlich erwartet worden war. Dies gilt sowohl für die Maximalaktivität als auch für die Totalaktivität. Es sind, wie auch im folgenden, immer die über 10 Durchgänge gemittelten Werte gemeint. Lediglich bei der Defokussierung von +3 D nach -10 D läßt sich eine Abnahme der Totalaktivität von 40 auf 32 Aktionspotential pro Durchgang feststellen; bei der anschließenden Kontrollmessung wurden wieder 41 Aktionspotential gemessen. Dieser Abfall kann aber nicht als signifikant angesehen werden, da bei der Messung mit dem -8 D Meniskus eine Totalaktivität von 42 Aktionspotentialen gezählt wurde (in Abb. 7 nicht eingezeichnet). Keine der 32 Ableitungen aus dem superfiziellen Neuropil konnte innerhalb des Defokussierungsbereiches zwischen -10 D und +20 D eine Abhängigkeit der Aktivität von dem Refraktionszustand zeigen. Gründe hierfür werden in der anschließenden Diskussion gegeben.

### 3.5.2. Registrierung aus der tiefen Zellschicht.

Nachdem sich gezeigt hat, daß die Refraktion keinen nennenswerten Einfluß auf die neuronale Aktivität der Klasse-2-Neurone im superfiziellen Neuropil besitzt, wandte sich das Interesse denjenigen Zellen im tectum opticum zu, die dicht gepackt unter dem superfiziellen Neuropil liegen, von diesem durch das stratum album centrale getrennt. Diese Zellen, im folgenden als tiefe tectum-Zellen bezeichnet, entsenden ihre Dendriten in den superfiziellen Neuropil bis max. 10 - 30  $\mu$ m unterhalb der Pia (MATURANA et al., 1960) und sind dort synaptisch mit den Neuriten der retinalen

Ganglienzellen verknüpft. Der Durchmesser der sich überlappenden Dendritenbäume dieser tiefen tectum-Zellen erreicht 200  $\mu\text{m}$  (MATURANA et al., 1960).

Ihre Aufgaben sind vielseitig und größtenteils noch unbekannt. Neben Zellen des visuellen Systems wurden hier auch solche gefunden, die der Verarbeitung anderer Afferenzen dienen, und zwar von Haut-, Gehör-, und Vibrationsrezeptoren (LIEGE und GALAND, 1972). Soweit es sich um visuelle Zellen handelt, wird ihre Funktion als Glied in der motorischen Kommandofolge zur Steuerung von Beutefang- und Fluchtverhalten interpretiert (GRÜSSER und GRÜSSER-CORNEHLS, 1970).

Abb. 8 zeigt als Beispiel 3 Histogramme aus dieser Schicht, etwa 330  $\mu\text{m}$  unterhalb der Pia. Die Koordinatenbezeichnungen sind die gleichen wie in Abb. 7. Das rechte Histogramm (+3 D) bringt zusätzlich noch die Reaktion für die entgegengesetzte Bewegungsrichtung des Testzeichens (nasal-temporal, ---).

Das wesentliche Resultat ist die Abnahme der Aktivität, wenn von +3 D auf 0 D defokussiert wird. Bei einer anschließenden Kontrollmessung mit +3 D erreichte die Aktivität wieder ihre ursprüngliche Höhe. Dies gilt für die Totalaktivität ebenso wie für die Maximalaktivität. Diese Messungen wurden an insgesamt 11 tiefen tectum-Zellen im ganzen Defokussierungsbereich zwischen -10 D und +20 D durchgeführt, wobei jede Messung durch eine Kontrollmessung mit dem +3 D-Meniskus eingerahmt war. Bei einer tiefen Zelle wurde als Referenz der 0 D-Meniskus gewählt; trotzdem lag die Aktivität bei +3 D, ebenso wie die bei +1 D und +5 D über der bei 0 D.

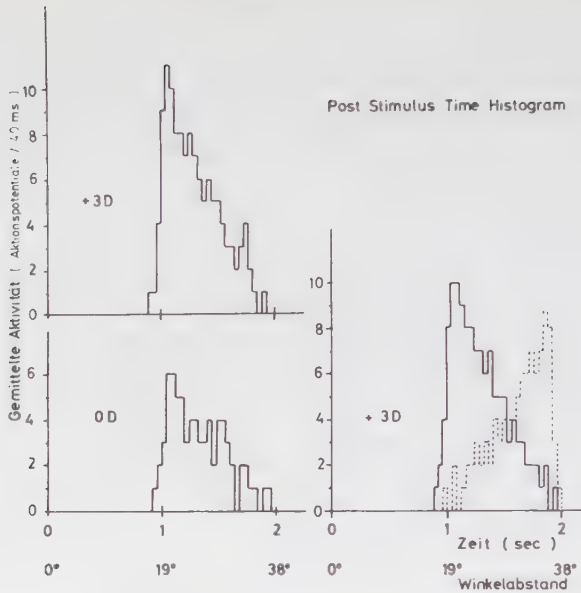


Abb. 8

Registrierung von Zellen aus dem tiefen Teil des tectum opticum von *Rana temporaria*. Die Abszissen der Histogramme geben, wie in Abb. 7 die Zeit seit dem Start des Testzeichens vom temporalen Schirmrand an und wegen der konstanten Testzeichengeschwindigkeit den Abstand auf dem Gesichtsfeld. Die Ordinate zeigt die über 10 Durchläufe gemittelte Zahl von Aktionspotentialen innerhalb einer konstanten Integrationszeit von 40 msec. Sowohl die Maximalaktivität (Gipfel der Histogramme) als auch die Totalaktivität (Fläche unter den Kurven) nehmen bei einer Defokussierung von +3 D nach 0 D ab, um dann bei +3 D wieder anzusteigen. Die Bewegungsrichtung des Testzeichens läuft von temporal nach nasal, auf dem rechten Histogramm (+3 D) ist zusätzlich noch die Reaktion bei entgegengesetzter Richtung eingezeichnet (---). Der Felddurchmesser beträgt, unabhängig von Refraktionslage und Bewegungsrichtung, 20°. Die Asymmetrie des Entladungsmusters rührt wahrscheinlich von einer Adaptation des aktivierten Retinafeldes her.

Der Durchmesser des Feldes ergibt sich aus Abb. 8, unabhängig von dem Refraktionszustand und der Bewegungsrichtung, zu  $20^{\circ}$ . Dieser Wert paßt zu den Befunden von LETTVIN, MATURANA, PITTS und Mc CULLOCH (1961) und denen von GRÖSSER und GRÖSSER-CORNEHLS (1970). Sie fanden in dem tiefen Teil des tectum opticum Zellen, deren Felddurchmesser zwischen  $10^{\circ}$  und max.  $2/3$  des Gesichtsfeldes schwankte. Dies entspricht bei *Rana temporaria* einem Gesichtswinkel von  $140^{\circ}$  (SCHNEIDER, 1957).

Die Abb. 9 zeigt das wesentliche Resultat für den gesamten Refraktionsbereich. Die relative Totalaktivität in Prozent ist gegen die Brechkraft der Korrektur aufgetragen. Unter relativer Totalaktivität ist das Verhältnis der Totalaktivität bei einer bestimmten Refraktion zu dem Mittelwert der beiden Totalaktivitäten aus den Kontrollmessungen vorher und nachher zu verstehen. Die beste optische Korrektur auf die Testzeichenentfernung von 33 cm, mit +3 D, ist auf der Abszisse durch einen Pfeil markiert. An dieser Stelle liegt das Maximum der Kurve. Jeder Balken gibt die Streuung der 11 untersuchten Zellen bei der betreffenden Refraktion an.

Die Bewegungsrichtung des Testzeichens war wie in Abb. 8 von temporal nach nasal, das gleiche Ergebnis zeigt sich auch bei entgegengesetzter Richtung.

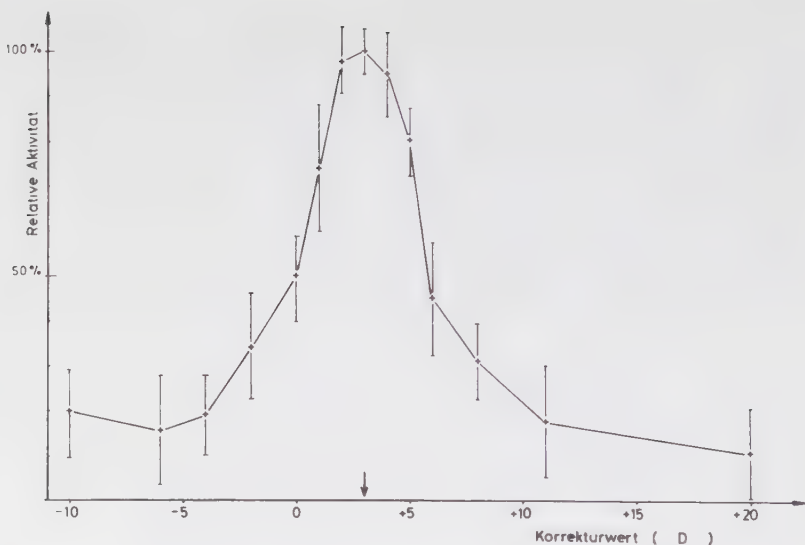


Abb. 9

Die relative Totalaktivität tiefer tectum-Zellen von *Rana temporaria* in Abhängigkeit vom Korrekturwert der Menisken. Relative Totalaktivität ist der Quotient aus der Aktivität bei einer bestimmten Refraktion und dem Mittelwert der beiden Aktivitäten aus den Kontrollmessungen vorher und nachher. Die beste Korrektur für einen Testzeichenabstand von 33 cm liegt bei +3 D (Pfeil auf der Abszisse), da das Auge während der Immobilisierung auf den Fernpunkt eingestellt ist. Das Maximum der Kurve liegt ebenfalls bei +3 D. Das spricht für eine physiologische Emmetropie. Die Fehlerbalken geben die Streuung der 11 untersuchten tectum-Zellen.

### 3.6. Diskussion

Die Abb. 9 läßt erkennen, daß das Froschauge physiologisch emmetrop ist. Die höchste Aktivität wurde bei der Korrektur mit +3 D beobachtet. Diese Brechkraft bringt das Testzeichen aus einer Entfernung von 33 cm auf die richtige optische Distanz, da während der Immobilisierung die Akkommodation des Auges ständig auf den Fernpunkt eingestellt ist.

Auffallend ist die Aktivitätsabnahme, wenn vom optimalen Korrekturwert +3 D ausgehend, defokussiert wird. Bei einer Änderung um 3 D, also mit einem Meniskus von 0 D bzw. +6 D, geht die Totalaktivität auf etwas weniger als die Hälfte, auf 48% bzw. 46 % zurück. Dagegen bewirkt eine Defokussierung am myopen oder hyperopen Ende kaum noch eine Aktivitätsänderung. Zwischen -5 D und -10 D sowie zwischen +10 D und +20 D bleibt die Totalaktivität annähernd konstant.

Erstaunlich ist der Befund, daß die tiefen tectum-Zellen eine derart gute Aktivitätsabhängigkeit von der Refraktion zeigen, während die Ganglienzellen der Klasse 2 dies nicht taten. Über Gründe für den Unterschied können nur Vermutungen angestellt werden.

Aus anatomischen und physiologischen Untersuchungen an der Retina (BOYCOTT und DOWLING, 1969) ist bekannt, daß es zwischen den einzelnen, von einem Rezeptor ausgehenden Eingangskanälen Querverbindungen gibt. Sie laufen über die Horizontal- bzw. Amakrinzellen und können erregender und hemmender Natur sein. Diese Querverschaltung erklärt das Phänomen "laterale Inhibition", das zur Kontrastverschärfung (MACH-Bänder) führt (RATLIFF, 1965).

Derartige Querverbindungen, wie sie in der Retina nachgewiesen wurden, sind auch zwischen den tiefen tectum-Zellen wahrscheinlich und können wiederum auf dem Weg der lateralen Inhibition eine weitere Kontrastverschärfung bewirken.

Es wird vermutet, daß auch schon auf der Ebene der Ganglienzellschicht eine Refraktionsabhängigkeit vorhanden ist, sie jedoch zu klein ist, als daß sie mit der beschriebenen Apparatur entdeckt werden könnte. Es wurde zwar versucht, die zeitliche und räumliche Auflösung durch Senken der Testzeichengeschwindigkeit zu steigern, die Aktivität pro Durchgang wurde jedoch so gering, daß die Anzahl der Summationen von 10 um ein Vielfaches hätte erhöht werden müssen. Diese Versuche scheiterten an der begrenzten Lebensdauer des Präparates. Auf der Ebene der tiefen tectum-Zellen reicht dann die Auflösung der Apparatur offensichtlich aus, um den Effekt sichtbar zu machen.

Die begrenzte Güte des dioptrischen Apparates beeinflusst das Bild des Testzeichens in zweierlei Weise. Abb. 10 zeigt die Abhängigkeit der zentralen Bildintensität und der Halbwertsbreite von der Defokussierung (KRUEGER et al., 1972b). Beide Größen machen in einem gewissen Rahmen Aussagen über die Bildschärfe (Fischer, 1972). Bei der Abszissenbezeichnung wurde die Größe der scheinbaren Hyperopie berücksichtigt. Deswegen liegen das Maximum und das Minimum der beiden Kurven bei 0 D. Eine Defokussierung, sowohl in positiver als auch in negativer Richtung, verkleinert die zentrale Bildintensität und vergrößert die Halbwertsbreite. Diese gegenläufige Tendenz könnte die neuronale Aktivität beeinflussen. GRÜSSER und GRÜSSER-CORNEHLS (1968) haben für die Reaktion der Klasse-2- Neurone mathematische

Zusammenhänge, u.a. zwischen der Testzeichengröße F, der Intensität I und der neuronalen Aktivität A, angegeben:

$$A \sim I^{0,6} \cdot (\log F)$$

Diese Beziehung gilt in gewissen Bereichen der Intensität und der Größe. Das Testzeichen muß einen gewissen Schwellwert überschreiten und darf nicht größer sein als die Ausdehnung des rezeptiven Feldes, d.h.  $3^{\circ}$  -  $4^{\circ}$ . Aus dieser Formel geht hervor, daß die beiden Wirkungen einer Defokussierung gegenläufig sind. Die Zunahme der Halbwertsbreite steigert die Aktivität, die Abnahme der Intensität reduziert sie. Der gewählte Arbeitspunkt, d.h. die Testzeichengröße von  $2^{\circ}$  und die Intensität von  $21 \text{ cd/m}^2$ , könnte so ungünstig liegen, daß sich die beiden gegenläufigen Effekte gerade kompensieren. Die mathematischen Zusammenhänge für die Aktivitäten der einzelnen Ganglienzell-Klassen unterscheiden sich deutlich (GRÖSSER und GRÖSSER-CORNEHLS, 1968), für die tiefen tectum-Zellen ist bis jetzt noch keine derartige Funktion ermittelt worden. Es wäre denkbar, daß der Arbeitspunkt bei der Registrierung im Bereich der tiefen tectum-Zellen günstiger liegt, so daß sich die beiden gegenläufigen Effekte nicht aufheben und somit sich eine Defokussierung in einer Änderung der neuronalen Aktivität niederschlägt. Zum Beweis dieser Vermutung müßte eine Versuchsserie mit veränderlicher Testzeichengröße und eine zweite mit verschiedenen Intensitäten durchgeführt werden. Dies war jedoch mit der verwendeten Apparatur nicht möglich. Denn sowohl die Größe des Testzeichens ( $2^{\circ}$ ) als auch seine Leuchtdichte ( $21 \text{ cd/m}^2$ ) lagen an der oberen Grenze. Die Lichtstärke der Halogen-Lampe konnte nicht mehr gesteigert werden und das Testzeichen sollte immer kleiner sein als die Ausdehnung des rezeptiven Feldes ( $3^{\circ}$  -  $4^{\circ}$ ). Trotz der maximalen Reizsituation war die Aktivität der Klasse-2-Neurone gerade so groß, daß sie mit einer vertretbaren Anzahl von Summationen ( $n=10$ ) statistisch erfaßt werden konnte.

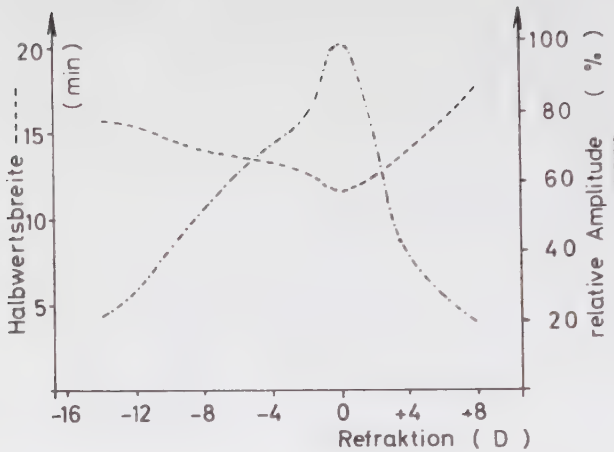


Abb. 10

Der Einfluß der Defokussierung auf die Halbwertsbreite (---) und die Maximalamplitude (-. . .) eines Punktbildes bei *Rana esculenta* (KRUEGER et al., 1972b). Die Abszisse ist auf die Größe der scheinbaren Hyperopie reduziert, daher liegen die Extrema der Kurven bei 0 D. Die Maximalamplitude ändert sich im ganzen Defokussierungsbereich um 80 %, die Halbwertsbreite dagegen nur um 40 %.

Die in den Histogrammen der Abb. 8 auffällige Asymmetrie des Entladungsmusters kann als eine Folge der schon beschriebenen Querverbindungen im Zusammenspiel mit einer neuronalen Adaptation aufgefaßt werden. Eine dem Testzeichen im rezeptiven Feld vorausseilende Erregungswelle hemmt die folgenden Kanäle und zwar dies in einem mit der Zeit zunehmenden Maße. Dafür spricht, daß beim entgegengesetzten Durchgang des Testzeichens das Entladungsmuster spiegelbildlich an derselben Stelle verblieben ist (rechtes Histogramm in Abb. 8).

#### 4. Vergleich von retinoskopischer und neurophysiologischer Refraktion

Die retinoskopische Methode ergab bei *Rana temporaria* eine scheinbare Hyperopie von 7 D. Nach neurophysiologischer Refraktion ist *Rana temporaria* emmetrop. Nimmt man wie GLICKSTEIN und MILLODOT (1970) an, daß die Reflexionsebene für das Licht bei der Retinoskopie nicht mit der physiologisch relevanten Absorptionsebene zusammenfällt, sondern daß die Reflexionsebene näher der Linse liegt, so kann man aus dieser räumlichen Differenz den Ort der Reflexion berechnen; denn der Ort der Absorption ist durch die Lage der Rezeptoraußenglieder nahe der Pigmentepithelschicht gegeben. Zur Berechnung geht man von der Definitionsgleichung der Brechkraft für das vereinfachte Augenmodell aus:

$$(I) \ D = -n/f$$

wobei D die Brechkraft, n der Brechungsindex der Augenmedien und f die hintere Brennweite des Auges bedeuten.

Der Fehler, der durch einen Unterschied von Reflexions- und Absorptionsebene entsteht, kann durch Differentiation von (I) bestimmt werden.

$$(II) \quad \Delta D = \frac{n}{f^2} \cdot \Delta f$$

Diese Formel zeigt, welchen Fehler in der Brechkraft des Auges eine Verschiebung der hinteren Brennebene um  $\Delta f$  bewirkt oder anders, wie groß die Verschiebung der hinteren Brennebene sein muß, wenn ein gewisses  $\Delta D$  gemessen wird.

Außerdem ergibt sich aus (II), daß der Fehler bei der retinoskopischen Refraktion indirekt proportional zum Quadrat der hinteren Brennweite ist und sich bei kleineren Bulbi immer stärker auswirkt. Da die Retinadimensionen verschiedener Tiere annähernd gleich sind, liegen die Werte für die scheinbare Hyperopie als Funktion der Bulbuslänge auf einer Hyperbel zweiter Ordnung (GLICKSTEIN und MILLODOT, 1970).

In einer ersten Näherung wird für das auf Unendlich akkommodierte Auge die hintere Brennweite gleich der Bulbuslänge gesetzt, die nach eigenen Beobachtungen bei *Rana temporaria* ca. 6 mm mißt. Der Brechungsindex der Augenmedien wird mit  $n = 1,34$  gewählt, die Größe der scheinbaren Hyperopie wurde bei *Rana temporaria* zu 7 D gemessen. Damit ergibt sich eine Differenz von Absorptions- und Reflexionsschicht:  $\Delta f = 190 \mu\text{m}$ . Nach den Untersuchungen von MATURANA et al. (1960) schwankt

die Dicke der Netzhaut beim Frosch zwischen 200-220  $\mu\text{m}$ . Da man weiß, daß die Absorptionsebene durch die Lage der Rezeptorausenglieder gegeben ist, bringt eine Verschiebung von 190  $\mu\text{m}$  in Richtung Linse die Reflexionsebene in die Nähe der Grenze zwischen Glaskörper und Retina. Nach histologischen Untersuchungen liegt hier die membrana limitans interna. Daß hier die Reflexion beim retinoskopischen Refraktieren stattfindet, vermuteten auch schon GLICKSTEIN und MILLODOT (1970).

Mit Hilfe der Formel (II) läßt sich auch für den erwachsenen Menschen die Größe der scheinbaren Hyperopie überschlagsmäßig berechnen. Nimmt man die Dicke der Netzhaut im parafovealen Bereich mit 200  $\mu\text{m}$  an (BENNINGHOFF und GOERTTLER, 1964), die hintere Brennweite mit 23 mm (vereinfachtes GULLSTRAND-Auge, zitiert nach SCHOBER, 1970) und den Brechungsindex der Augenmedien mit  $n = 1,34$ , dann errechnet sich für  $\Delta D$  ein Wert von 0,5 D. Dieser Wert ist zwar etwas größer als derjenige, den FRY (1967) angibt (0,2 D). Beide Werte liegen jedoch innerhalb der Genauigkeit der üblichen refraktometrischen Meßmethoden.

Für das Auge des neugeborenen Menschen, das eine hintere Brennweite von 16 mm besitzt (BRÜCKNER, 1963), läßt sich mit Hilfe der Formel (II) ein Wert von 1,2 D für die Größe der scheinbaren Hyperopie berechnen. Die Übereinstimmung mit dem Wert von COOK und GLASSCOCK (1951), nämlich 1,5 D, ist recht gut.

## 5. Zusammenfassung

Am Beispiel des Froschauges wurde versucht, die Unterschiede bei der retinoskopischen Refraktion und der neurophysiologischen Refraktion zu klären.

Die retinoskopische Refraktion erfolgte mit einer einfachen Apparatur, indem das an der Retina reflektierte Bild eines Punktes ( $\emptyset$  8,6 min) photographisch aufgenommen wurde. Als abbildendes System diente lediglich der dioptrische Apparat des Froschauges und ein unmittelbar vor dem Hornhautscheitel fixierter Meniskus. Mit ihm konnte die Testzeichenlage optisch variiert werden. Die Photometrierung des Punktbildes ergab, daß das Auge von *Rana temporaria* im Mittel 7 D, das von *Rana esculenta* im Mittel 5,5 D hyperop war. Während der medikamentösen Immobilisierung des Tieres war die Linse auf den Fernpunkt eingestellt. Diese Hyperopie konnte mit einem RODENSTOCK-Refraktometer sowohl für das immobilisierte als auch für das mobile Tier bestätigt werden.

Da durch verhaltensphysiologische Experimente bekannt war, daß die Sehleistung des Froschauges eine so hohe Hyperopie nicht zuläßt, wurde im zweiten Teil der Arbeit neurophysiologisch der Refraktionszustand bestimmt. Mit Hilfe der extracellulären Mikroelektrodenableitung wurden die Aktivitäten bestimmter Zellen im tectum opticum von *Rana temporaria* als Funktion des Refraktionszustandes gemessen. Die Ganglienzellen der Klasse 2 im superfiziellen Neuropil, eine Schicht im tectum opticum, zeigten in ihrer Aktivität keine nennenswerte Abhängigkeit von der Refraktionslage. Dies liegt vermutlich an der zu geringen Auflösung der Apparatur. Dagegen konnten im tiefen Teil des tectum opticum Zellen mit einer ausgesprochenen Refraktionsabhängigkeit ihrer Aktivität nachgewiesen werden. Hierbei stellte sich heraus, daß der Frosch emmetrop sieht. Aus den anatomischen Daten und der Größe der scheinbaren Hyperopie läßt sich berechnen, daß die Reflexion bei der Retinoskopie an der Grenze zwischen Retina und Glaskörper stattfindet.

## 6. Literatur

ANGERER, E. von:  
Wissenschaftliche Photographie  
Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig (1950)

BENNETT, A.G. und J.L. FRANCIS:  
Visual Optics, 158  
in DAVSON, H.:  
The Eye, Bd.4  
Academic Press, New York und London (1962)

BENNINGHOFF, A. und K. GOERTTLER:  
Lehrbuch der Anatomie des Menschen  
Dritter Band: Nervensystem, Haut und Sinnesorgane  
Urban und Schwarzenberg, München-Berlin (1964)

BEYER, E.:  
Das Refraktometer  
in: SACHSENWEGER, R.:  
Ophthalmologische Optik und Brillenlehre  
Volk und Gesundheit, Berlin (1962)

BIRUKOW, G.:  
Untersuchungen über den optischen Drehnystagmus und  
über die Sehschärfe des Grasfrosches (*Rana temporaria*)  
Z.vergl.Physiol. 25, 92-142 (1937)

BOYCOTT, B.B. und J.E. DOWLING:  
Organization of the Primate Retina: Light Microscopy  
Phil.Trans.Roy.Soc. London, Ser. B 255, 109-176 (1969)

BRÜCKNER, A.:  
Optische Constanten (Elemente), Refraktion, Akkommodation  
in: Tabulae Biologicae, Vol. XXII Pars 3 Fasc. 4  
Herausgeb.: F.P. FISCHER, J.G. VAN MANEN,  
J.S. FRIEDENWALD, A. SORSBY,  
K. STEINDORFF, W.W. WEISBACH  
Junk, 's-Gravenhage (1963)

COOK, R.C. und R.E. GLASSCOCK:  
Refractive and Ocular Findings in the Newborn  
Amer.J.Ophthalmol. 34, 1407-1413 (1951)

CREUTZFELD, O. und B. SAKMANN:  
Neurophysiology of Vision  
Annual Rev.Physiol. 31, 499-544 (1969)

DUFFIEUX, P.M.:  
L'intégrale de Fourier et ses applications à l'optique  
Chez l'auteur, Faculté des Sciences, Besançon (1946)

EMSLEY, H.H.:  
Visual Optics, 291-294  
Halton Press, London (1963)

FISCHER, B.:  
Optische und neuronale Grundlagen der visuellen Bildüber-  
tragung: Einheitliche mathematische Behandlung des reti-  
nalen Bildes und der Erregbarkeit von retinalen Ganglien-  
zellen mit Hilfe der linearen Systemtheorie.  
Vision Res. 12, 1125-1144(1972)

FLAMANT, F.:  
Etude de la répartition de lumière dans l'image rétinienne  
d'une fente  
Rev.opt.théor.instrum. 34, 433 (1955)

FRY, G.:  
The O-Eye-O 33, 16 (1967)  
zitiert nach GLICKSTEIN und MILLODOT (1970)

GESTELAND, R.C., B. HOWLAND, J.Y. LETTVIN und W.H. PITTS:  
Comments on Microelectrodes  
Proc.Inst.Radio Engin. (1969)

GLICKSTEIN, M. und M. MILLODOT:  
Retinoscopy and Eye Size  
Science 168, 605-606 (1970)

GRANIT, R.:

Receptors and Sensory Perception, 367  
New Haven, Yale (1955)

GRÖSSER, O.J. und D. FINKELSTEIN

Analyse eines auf "Bewegungswahrnehmung" spezialisierten  
Neuronensystems in der Froschnetzhaut

in: Fortschritte der Kybernetik, 83-95

Herausgeb.: W. KROEBEL

Oldenbourg, München und Wien (1966)

GRÖSSER, O.J. und U. GRÖSSER-CORNEHLS:

Die Informationsverarbeitung im visuellen System des  
Frosches

in: Kybernetik 1968, 331-360

Herausgeb.: H. MARKO und G. FÄRBER

Oldenbourg, München und Wien (1968)

GRÖSSER, O.J. und U. GRÖSSER-CORNEHLS:

Die Steuerung des Beutefang- und Fluchtverhaltens von  
Anuren durch verschiedene Nervenzellklassen im Tectum  
opticum

Pflügers Arch. 319, R 149 (1970)

HELMHOLTZ, H.:

Beschreibung eines Augenspiegels zur Untersuchung der  
Netzhaut im lebenden Auge

Berlin (1851) Abdruck in: Klassiker der Medizin,  
Leipzig (1910)

HELMHOLTZ, H.:

Vorträge und Reden Bd.1, 286, 5. Auflage

Vieweg, Braunschweig (1903)

HENN, V. und O.J. GRÖSSER:

The Summation of Excitation in the Receptive Fields of  
Movement-Sensitive Neurons of the Frog's Retina

Vision Res. 9, 57-69 (1969)

HUBEL, D.H.:

Integrative Processes in Central Visual Pathways of  
the Cat

J.Opt.Soc. Am. 53, 58-66 (1963)

HUBEL, D.H. und T.N. WIESEL:  
Receptive Fields and Functional Architecture in two  
Nonstriate Visual Areas (18 and 19) of the Cat  
J. Neurophysiol. 28, 229-289 (1965)

JACOBSON, M.:  
The Representation of the Retina on the Optic Tectum of  
the Frog. Correlation between Retinotectal Magnification  
Factor and Retinal Ganglion Cell Count  
Quart.J.exp. Physiol. 47, 170-178 (1962)

KEATING, M.J. und R.M. GAZE:  
Observations on the "Surround" Properties of the Receptive  
Fields of Frog Retinal Ganglion Cells  
Quart.J.exp.Physiol. 55, 129-142 (1970)

KEIDEL, W.D.:  
Kurzgefaßtes Lehrbuch der Physiologie 2. Auflage  
Thieme, Stuttgart (1970)

KEMALI, M. und V. BRAITENBERG:  
Atlas of the Frog's Brain  
Springer, Berlin, Heidelberg, New York (1969)

KRUEGER, H. und E.A. MOSER:  
Refraktion und Abbildungsgüte des Froschauges  
Pflügers Arch. 326, 334-340 (1971)

KRUEGER, H. und E.A. MOSER:  
The Influence of the Modulation Transfer Function of the  
Dioptric Apparatus on the Acuity and Contrast of the  
Retinal Image in Rana Esculenta  
Vision Res. 12, 1281-1291 (1972a)

KRUEGER, H., E.A. MOSER und E. ZRENNER:  
Der Einfluß der Defokussierung auf die Abbildungseigen-  
schaften des Auges von Rana temporaria und Rana esculenta  
Pflügers Arch. 335, (Suppl.), R82 (1972b)

LE GRAND, Y.:  
Optique Physiologique  
in: La Revue d'Optique, Vol 1, 330, Paris (1965)

LETTVIN, J.Y., H.R. MATURANA, W.S. McCULLOCH und W.H. PITTS:  
Two Remarks on the Visual System of the Frog  
in: Sensory Communication, 757-776

Herausgeb. W.A. ROSENBLITH  
Wiley, New York, (1961)

LIEGE, B. und G. GALAND:  
Single-Unit Visual Responses in the Frog's Brain  
Vision Res. 12, 609-622 (1972)

LITTMANN, H.:  
Zur Theorie der Skiaskopie  
Optik 4, 65 (1948/49) und Optik 5, 309 (1949)

MARKO, H.:  
Die Systemtheorie der homogenen Schichten  
I. Mathematische Grundlagen  
Kybernetik 5, 221-240 (1969)

MATURANA, H.R., J.Y. LETTVIN, W.S. McCULLOCH und W.H. PITTS:  
Anatomy and Physiology of Vision in the Frog (*Rana pipiens*)  
J.gen.Physiol 43, 129-175 (1960)

MILNE, L.J. und M. MILNE:  
Photosensitivity in Invertebrates  
in: Handbook of Physiology  
Section 1: Neurophysiology  
Vol 1, 638  
American Physiological Society, Washington (1959)

MOSER, E.A.:  
Elektronisch gesteuerte Anordnung zur Darbietung  
bewegter Reizmuster  
Verh. DPG 6, 798 (1971)

PICKERING, S.G. und D. VARJU:  
Delayed Responses of Ganglion Cells in the Frog Retina:  
The Influence of Stimulus Parameters upon the Length of  
the Delay Time  
Vision Res. 9, 865-879 (1969)

RATLIFF, F.:

Mach Bands: Quantitative Studies on Neural Networks  
in the Retina  
Holden-Day, San Francisco, London, Amsterdam (1965)

RÜHLER, R.:

Die Abbildungseigenschaften der Augenmedien  
Vision Res. 2, 391-429 (1962)

RÜHLER, R., U. MILLER und M. ABERL:

Zur Messung der Modulationsübertragungsfunktion des  
lebenden menschlichen Auges im reflektierten Licht  
Vision Res. 9, 407-428 (1969)

SAUTTER, H.:

Von der Entstehung und Beobachtung der Schatteneffekte  
bei der Skiaskopie  
Albrecht v. Graefes Arch.Ophthalm. 148, Nr. 5/6, 529 (1948)

SCHIPPERHEYN, J.J.:

Contrast Detecting in the Frog's Retina  
Acta Physiol.Pharmacol.Neerl. 13, 231-277 (1965)

SCHNEIDER, D.:

Beitrag zu einer Analyse des Beute- und Fluchtverhaltens  
einheimischer Anuren  
Biol.Zbl. 73, 225 (1954)

SCHNEIDER, D.:

Die Biologie der Wirbeltieraugen  
Studium Generale 10, 214-230 (1957)

SCHOBER, H.:

Das Sehen, Bd. 1  
Fachbuchverlag, Leipzig (1970)

VAKKUR, G.J., P.O. BISHOP und W. KOZAK:

Visual Optics in the Cat, Including Posterior Nodal  
Distance and Retinal Landmarks  
Vision Res. 3, 289-314 (1963)

WÄSSLE, H.:  
Optical Quality of the Cat Eye  
Vision Res. 11, 995-1006 (1971)

WALLS, G.:  
The Vertebrate Eye and its Adaptive Radiation, 229  
Hafner, New York (1942)

WEALE, R.A.:  
Polarized Light and the Human Fundus Oculi  
J.Physiol. 186, 175-186 (1966)

WESTHEIMER, G.:  
The Maxwellian View  
Vision Res. 6, 669-681 (1966)

WOLFF, H.:  
Vereinfachte Erörterung über Skiaskopie nebst einer  
Übersicht über 393 Untersuchungen  
Z. Augenheilkunde 38, 318 (1917)

LEBENS LAUF

Ernst Albrecht Moser  
geboren: 26. Oktober 1940 in Süchteln/Nordrheinwestfalen

Vater: Dr.phil. Ernst Moser, Gymnasialprofessor  
Mutter: Agnes Moser, geb. Ix

Volksschule: April 1947 - Juli 1951  
Gymnasium: September 1951 - Juli 1960  
Abitur: Juni 1960 an der Oberrealschule mit Gymnasium  
in Kitzingen/Main, nach dem Lehrplan des  
Humanistischen Gymnasiums

Wehrdienst: Oktober 1960 - Oktober 1961

Studium: WS 61/62 - WS 62/63 Physik an der Universität  
Würzburg  
seit SS 63 Physik an der Universität München

Vordiplom: Juni 1964  
Diplomarbeit: am Institut für medizinische Optik der Univer-  
sität München (Vorstand: Prof. Dr.phil. Dr.med.  
Dr.med.h.c. H. Schober)  
Thema: Die Gesetze der physiologischen Blendung  
bei Blendenwinkeln unterhalb von  $2^{\circ}$ .  
Betreuer: Prof. Dr. E. Hartmann

Diplomprüfung: Juli 1967

Berufstätigkeit: seit 1.1.1971 am Institut für Arbeitsphysio-  
logie der Technischen Universität München  
(Vorstand: Prof. Dr.med. W. Müller-Limmroth)  
als wissenschaftlicher Mitarbeiter am Projekt  
A 1.2 des SFB 50 "Kybernetik": Untersuchungen  
zur Farbmustererkennung beim Frosch.



